Suomalaisen Eläin- ja Kasvitieteellisen Seuran Vanamon
Kasvitieteellisiä Julkaisuja
Osa 8. N:o 4.
Annales Botanici Societatis Zoologicæ-Botanicæ Fennicæ Vanamo
Tom. 8. N:o 4.

ÜBER DIE INTERSEXUALITÄT BEI GERANIUM PRATENSE L. UND IHRE ENTSTEHUNG DURCH BASTARDIERUNG

I

A. J. RAINIO

7 Abbildungen im Text und 1 Tafel

Suomenkielinen selostus:
Interseksualiteetti *Geranium pratense*lla ja sen syntyminen risteytyksissä

HELSINKI 1937

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

1. Einleitung 1
2. Morphologisches 2
   A. Normale Geschlechtsorgane 2
   B. Gyno-Intersexualität 6
   C. Zusammenfassung 10
3. Kreuzungsversuche 12
   A. Die bei den Versuchen benutzten Elternrassen 12
   B. Die Bestäubung und die bei den Kreuzungen angewandten Methoden 14
   C. Die Selbstbefruchtung der verschiedenen Formen 14
   D. Kreuzungsversuche in der P_1-Generation 15
   E. Kreuzungsversuche in der F_1-Generation 17
   F. Rückkreuzungen in der F_1-Generation 19

Literaturverzeichnis 24
Suomenkielinen selostus 25

HELSINKI 1937

DRUCKEREI-A.G. DER FINNISCHEN LITERATURGESELLSCHAFT

1. EINLEITUNG.

Aus den Untersuchungen »Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*» (Rainio 1926), »Über die Intersexualität bei den Coniferen» (Rainio 1927) und »Über die Intersexualität bei der Gattung *Papaver*» (Rainio 1929) ist hervorgegangen, dass sich in den Geschlechtsblättern ganz spezielle, früher unbekannte Bauteile vorfinden, auf deren im Vergleich zu einander verschiedenartiger Entwicklung der normale Bau der Frucht- und Staubblätter basiert. Durch umfassende Untersuchungen an Weiden hat man einen im normalen Fruchtblatt befindlichen fertilen, Geschlechtszellen bildenden und Gefässbündel entbehrenden männlichen Teil konstatieren können. Die Narbe des Fruchtblattes ist ausschliesslich aus dem sterilen männlichen Teil, der Griffel aus dem sterilen weiblichen und männlichen Teil, der Fruchtknoten aus dem hier fertilen weiblichen und sterilen männlichen Teil und der Fruchtknotenstiel aus dem sterilen weiblichen und männlichen Teil gebildet. Im Staubblatt ist ein fertiler und mit Gefässbündeln versehener männlicher Teil vorhanden, welch letzterer jedoch keine Gefässbündel aufweist. Die Anthere besteht ausschliesslich aus dem fertilen und Geschlechtszellen bildenden männlichen Teil, das Filament aus dem sterilen männlichen und weiblichen Teil. Bei den Nadelhölzern und Mohnarten hat man in den Geschlechtsblättern einen ähnlichen inneren Bau konstatiert, doch entsprechen in diesen zwei weibliche einem männlichen Teil. Der männliche Teil befindet sich in der Mitte des Geschlechtsblattes und die weiblichen Teile liegen an dessen beiden Seiten. Ferner beweisen die genannten Untersuchungen, dass die Bildung der Samenanlagen ausschliesslich an die weiblichen Teile der Geschlechtsblätter und die der Pollenkörner an den männlichen Teil gebunden ist. Auf der Fertilität oder Sterilität der in den Geschlechtsblättern befind-

lichen weiblichen und männlichen Teile beruht es, ob sich schliesslich normale Frucht- oder Staubblätter, intersexuelle Formen oder solche Geschlechtsblätter bilden, deren beide Teile mehr oder weniger fertil sind.

Die Untersuchungen über die Geschlechtsorgane der *Geranium*-Arten (DE CANDOLLE 1824, S. 637; ENDLICHER 1824, S. 1166; BENTHAM & HOOKER 1862, S. 269–; HOFMEISTER 1864) legen nicht dar, in welchem Masse in den Geschlechtsblättern weibliche und männliche Teile vorhanden sind. Dies beruht darauf, dass früher solche Fälle, in denen die Fruchtblätter sich zu Staubblätter verwandelt hätten oder umgekehrt, nicht bekannt waren und somit auch nicht untersucht worden sind, was aus der Literatur hervorgeht.

Im Jahre 1926 konstatierte ich bei einigen Kreuzungen von *Geranium pratense* intersexuelle Formen, was Anlass dazu gab, den Bau der Geschlechtsorgane und die Entstehung intersexueller Formen bei *Geranium* näher klarzulegen. Die Untersuchungen wurden an der Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Tikkurila, an deren Abteilung für Pflanzenkrankheiten vorgenommen und im Laufe des Jahres 1932 abgeschlossen.

2. MORPHOLOGISCHES.

Bekanntlich ist die Blüte von *Geranium pratense* aktinomorph und hermaphrodit. Sie hat fünf Kelch- und Kronenblätter.

A. NORMALE GESCHLECHTSORGANE.

Im Androzeum befinden sich zehn Staubblätter in zwei Quirlen; die äussersten Staubfäden liegen vor den Kronenblättern, sind also obdiplostemonisch. Die Filamente sind im unteren Teil etwas miteinander verwachsen und mit Köpfchenhaaren versehen. Das Filament ist lang und verschmälert sich gleichmässig nach der Anthere zu. Es ist am Mittelpunkt der Anthere am Konnektiv befestigt. Die Anthere ist länglich, ihre Fächer öffnen sich intrors (Abb. 1:2, *H* und 3:3, *H*). Macht man nun Querschnitte durch die Anthere, so konstatiert man in ihr vier Fächer mit Pollenkörnern. Im Konnektiv gewahrt man ein starkes Gefässbündel (Abb. 3: 3, *KJ*).

Das Filament besitzt ebenfalls ein Gefässbündel, welches sich abwärts bis zum Blütenboden fortsetzt.

Im Gynäzeum sind fünf Fruchtblätter vorhanden, welche einen fünffächerigen Fruchtknoten bilden. Die Fruchtblätter sind an den Rändern miteinander verwachsen und biegen sich hier stark nach der Mitte des Gynäzeums hin, wo sie sich zur Mittelsäule des Fruchtknotens vereinigen (Abb. 1:2 und 1:3). Heute besteht vom Bau des Gynäzeums diese Auffassung, wie sie von HOFMEISTER (l. c.) im Jahre 1864 dargelegt wurde. Zuvor herrschte eine andere Ansicht, am klarsten von DE CANDOLLE (l.c.), ENDLICHER (l.c.) und BENTHAM & HOOKER (l.c.) vertreten. Nach diesen befinden sich im Gynäzeum zwei verschiedene Bauteile: die Fruchtblätter und die Mittelsäule. Die Mittelsäule ist aus der säulenartigen Fortsetzung des Blütenbodens gebildet, und in dieser Mittelsäule vereinigen sich dann die an den Rändern zusammengewachsenen Fruchtblätter. Nach der Ansicht der genannten Verfasser bildeten also die eigentlichen Fruchtblätter nur einen Teil des Gynäzeums. Später, wenn die Samen reifen, lösen sich die Fruchtblätter von der Mittelsäule ab, die dann in der Mitte stehen bleibt. Diese in den fünfziger Jahren des vorigen Jahrhunderts lebhaft erörterte Frage nach dem Bau des Gynäzeums bei der Gattung *Geranium* ist hier aus dem Grunde erwähnt, weil der nach der älteren Auffassung als selbständiges Fruchtblatt betrachtete Teil heute nur als ein fixierter Teil desselben gilt. Diese ältere Auffassung vom Bau des Gynäzeums und der Fruchtblätter kommt der Ansicht sehr nahe, die VAN TIEGHEM (1868) seinerzeit inbetreff der Mohnarten vertrat. Seiner Meinung nach gibt es im Gynäzeum zweierlei Blätter, sterile und fertile. Jedes Fruchtblatt ist aus einem sterilen mittleren Teil und den fertilen Randteilen gebildet. Hier müsste man also nach ENDLICHER u.a. die Mittelsäule als Vertreter der fertilen Blätter und den sich loslösenden Teil als Vertreter der sterilen Blätter betrachten.

An Querschnitten, die an *Geranium pratense* in der Gegend des Fruchtknotens vorgenommen werden (Abb. 1:2), konstatieren wir, dass sich in der Mitte eines jeden Fruchtblattes ein kräftiges Gefässbündel (*KJ*) befindet. Die Ränder der Fruchtblätter haben sich nach der Mitte des Gynäzeums gebogen, wo sie sich miteinander und mit den benachbarten Blättern vereinigen und die hohle Mittelsäule des Gynäzeums bilden. Am Rande eines jeden Fruchtblattes

ist ein Gefässbündel (*NJ*) gelegen. Wenn sich die Fruchtblätter miteinander vereinigen, stellen sich diese Gefässbündel seitwärts nebeneinander, wodurch sie mehr oder weniger hintereinander in radi-

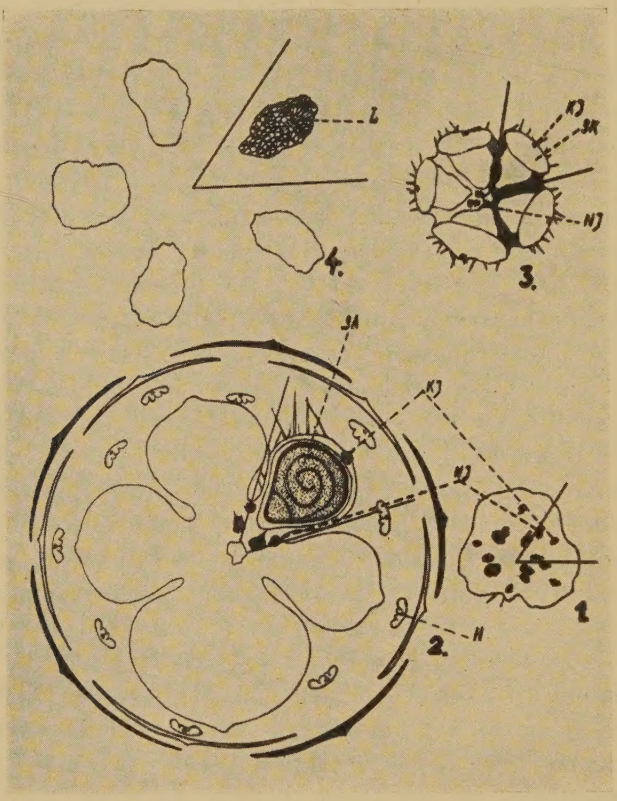

Abb. 1. Querschnitte des Gynäzeums von *Geranium pratense*. – *L* Narbe, *KJ* Gefässbündel des männlichen Teiles, *NJ* Gefässbündel des weiblichen Teiles, *SK* Sklerenchym. (Orig.)

aler Richtung zu liegen kommen. Bei einem fast geschlechtsreifen Gynäzeum sind die am äussersten Rande der Fruchtblätter befindlichen Gefässbündel gleich stark entwickelt, und von diesen aus läuft eine Gefässbündelverzweigung zu der am Rande des Fruchtblattes befindlichen einzigen Samenanlage. In jedem der Gynäzeum-

fächer befinden sich also anfangs zwei Samenanlagen (Abb. 3:1, *SA*), die in der innersten Ecke des Fächers hängen und also anatrop-epitrop sind. Wie HOFMEISTER (1864) gezeigt hat, schrumpft in jedem Fächer des Gynäzeums die eine Samenanlage ein, wenn die andere befruchtet wird (Abb. 1:2, *SA*). Hieraus folgt, dass im befruchteten Gynäzeum von den an den Rändern der Fruchtblätter befindlichen Gefässbündeln das eine stärker entwickelt ist als das andere (Abb. 1:2, *NJ* und 3:1, *NJ*). Im Samen (Abb. 1:2, *SA*) sind die Keimblätter gefaltet und asymmetrisch zum Hypokotyl gestellt. An dem in der Mitte des Fruchtblattes befindlichen Teil sind reichlich Köpfchenhaare vorhanden. Aus Querschnitten durch den Fruchtknotenstiel (Abb. 1:1) geht hervor, dass die am Fruchtknoten sitzenden Gefässbündel der Fruchtblätter abwärts bis zum Blütenboden fortlaufen. Hier befinden sich zehn zentrale Gefässbündel (*NJ*), welche den an den Rändern der Fruchtblätter befindlichen Bündeln entsprechen, sowie fünf Gefässbündel (*KJ*), die in den äussersten Teilen des Fruchtknotenstiels sitzen und den im mittleren Teil der Fruchtblätter befindlichen Gefässbündeln (Abb. 1:2, *KJ*) entsprechen.

Aus Querschnitten durch den oberen Teil des Griffels (Abb. 1:3) ersehen wir, dass die zusammengewachsenen Randteile der benachbarten Fruchtblätter, die sich miteinander zur Mittelsäule vereinigen, strahlenförmig fünf gleich starke Zwischenwände bilden. Die am Rande der Fruchtblätter sitzenden Gefässbündel (*NJ*) liegen in der Mittelsäule. Das Gefässbündel (*KJ*) des mittleren Teiles der Fruchtblätter liegt im Mittelpunkt des Fruchtblattes gleich unter der Epidermis. Die Zellen, die sich im Mittelteil der Fruchtblätter (*SK*) befinden, sind von den übrigen Zellen abweichend und haben sich in Sklerenchymzellen verwandelt. Der mittlere Teil des Fruchtblattes ist sehr reichlich mit Köpfchenhaaren bedeckt.

An Querschnitten in der Höhe der Narben (Abb. 1:4) stellen wir fest, dass das Zellengewebe im mittleren Teil der Fruchtblätter die Narbe (*L*) bildet, auf welcher die charakteristischen Narbenpapillen sitzen.

Nach der Befruchtung wachsen besonders der obere Teil des Fruchtknotens und der Griffel interkalar, sich schnabelförmig in die Länge ziehend (Abb. 6). Die Samen befreien sich in der Weise, dass sich der mittlere, mit Köpfchenhaaren bewachsene und mit einem

Gefässbündel versehene Teil (Abb. 3:1, *MT*) von dem die Mittelsäule bildenden Randteil (Abb. 3:1, *WT*) des Fruchtblattes ablöst, sich aufwärts bis zum Griffel (Abb. 6) emporrollt und später vollständig abtrennt (Abb. 2). An der Stelle, wo sich der Samen befindet, ist der mittlere Teil des Fruchtblattes (Abb. 3:1, *MT*) breiter geworden und hat sich rinnenförmig um den Samen gelegt, wodurch er bei der Abtrennung von der Mittelsäule den an ihr festsitzenden Samen löst. Der ausgerollte Teil der Kapsel von *Geranium* ist also ausschliesslich aus dem mittleren Teil des Fruchtblattes gebildet. Vom mittleren Teil des Fruchtblattes bleibt nur ein Teil im Griffel und die Narben stehen.

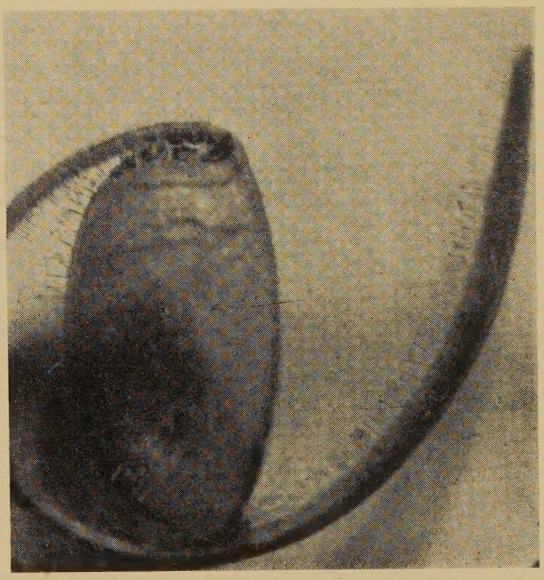

Abb. 2. *Geranium pratense*. Ausgerollte Teilfrucht. (Orig.)

B. GYNO-INTERSEXUALITÄT.

Unter Gyno-Intersexualität versteht man nach der Definition (Rainio 1926, S. 198), dass das Fruchtblatt in mehr oder weniger hohem Grade Eigenschaften besitzt, die an die der Staubblätter erinnern. Die Geschlechtsblätter bilden also eine Serie, die von den

Fruchtblättern zu den Staubblättern führt. Für die bei *Geranium pratense*-Kreuzungen angetroffenen intersexuellen Individuen war es charakteristisch, dass die Fruchtblätter, also der innerste Blütenwirtel, den Staubblättern mehr oder weniger ähnlich geworden waren. Hier handelt es sich bei den Geschlechtsblättern um einen umgekehrten Prozess wie bei den Mohnarten, deren Staubblätter den Fruchtblättern mehr oder weniger ähnlich geworden waren (Rainio 1929).

Tafel I, Fig. 1, zeigt verschiedene Zwischenstadien vom normalen Gynäzeum (*A*) an bis zum Androzeum. Beim ersten Zwischenstadium (*B*) des vom Gynäzeum zum Androzeum führenden Wandlungsprozesses sehen wir, dass sich das Gynäzeum (*A*) erst in fünf selbständige Fruchtblätter zu teilen beginnt. Dieses Ablösen der Fruchtblätter voneinander geschieht wie auch bei den Weiden durch eine Windung (Rainio 1926, S. 202). Das Teilen und Ablösen der Fruchtblätter in ein und demselben Gynäzeum tritt selten in allen Blättern zu gleicher Zeit ein. Oft sind einige Fruchtblätter noch miteinander verbunden, während sich die anderen schon mehr oder weniger voneinander losgelöst haben. An Querschnittserien eines derartigen Gynäzeums im Anfangsstadium des Windungsprozesses kann konstatiert werden, dass an der Stelle, wo sich der Fruchtknotenstiel befindet, sämtliche Fruchtblätter noch zusammengewachsen sind, aber im Fruchtknotenstiel fünf Einschnitte auf die Auflösung hinweisen. In den von den Einschnitten begrenzten fünf Querschnittsektoren des Fruchtknotenstiels liegen drei Gefässbündel, von denen eines nahe der Epidermis und die inneren ganz nebeneinander liegen. Hier ist also die Lage der Gefässbündel dieselbe wie in einem normalen Fruchtknotenstiel. An Querschnitten in der Höhe des Fruchtknotens bemerkt man, dass sich die Fruchtblätter teilweise an den Verwachsungsstellen ablösen. Im allgemeinen sind die Samenanlagen normal gebaut. In jedem der sich ablösenden Fruchtblätter befinden sich Gefässbündel, von denen zwei an den Rändern der Fruchtblätter und eines in der Mitte des Fruchtblattes liegt. Aus Querschnitten in der Griffelhöhe geht hervor, dass sich hier fast alle Fruchtblätter in den Fugen voneinander gelöst haben. Jedes Fruchtblatt ist hier rund geformt und hat wieder drei Gefässbündel, die den Fortsatz der am Fruchtknoten sitzenden Gefässbündel bilden. An Querschnitten durch den oberen Teil des Griffels

ist festzustellen, dass sich in jedem Fruchtblatt nur ein Gefässbündel befindet, welches dem im mittleren Teil des Fruchtblattes vorhandenen Gefässbündel entspricht. Das Gefässbündel schliesst mit einer vom mittleren Teil des Fruchtblattes gebildeten, papillentragenden Narbe ab.

Querschnittsbilder von Gynäzeen, bei welchen die Ablösung der Fruchtblätter schon weiter fortgeschritten ist, zeigen, dass sich in den abgetrennten Fruchtblättern gar keine Samenanlagen finden. Zugleich sind die an den Seiten der Fruchtblätter befindlichen Gefässbündel sehr schwach oder fehlen auch ganz. Wenn in solchen Fruchtblättern Samenlagen vorhanden sind, so sind sie nackt (Tafel 1, Fig. 1: *B*, *sa*). Manchmal können sogar, wenn sich die Fruchtblätter im Windungsstadium befinden und noch miteinander verbunden sind, in ihnen Veränderungen vorsichgehen, die deutlich auf Staubblatteigenschaften hinweisen. In diesen Fällen sind in den Fruchtblättern entweder gar keine Samenanlagen vorhanden, oder sie sind, was ihre Konstruktion anbelangt, abnorm und gleichzeitig mehr oder weniger verkümmert (Abb. 3:2, *SA*). Querschnitte durch den Griffel lassen erkennen, dass die ursprünglichen Seitenteile des Fruchtblattes mit ihren Gefässbündeln vollständig fehlen. Aus Querschnitten des Fruchtknotens geht hervor, dass sich der mittlere gefässbündelversehene Teil des Fruchtblattes an der einen Kante von dem von der Mittelsäule gebildeten Randteil (Abb. 3:2) gelöst hat. In dem in den Randteilen des Fruchtblattes gelegenen Zellgewebe sind die Gefässbündel (Abb. 3: 2, *NJ*) entweder sehr schwach entwickelt oder fehlen ganz. Der mittlere Teil des Fruchtblattes mit seinem Gefässbündel ist kräftig, und es hat sich hier auf beiden Seiten des Gefassbündels ein sich intrors öffnender Pollensack mit Pollenkörnern gebildet (Abb. 3: 2, *SP*). In den Pollensäcken sind die ihnen eigentümlichen, aber unvollständig entwickelten fibrösen Zellen vorhanden. Auf Tafel I, Fig. 2, ist der Teil des Gynäzeums wiedergegeben, in welchem sich ein sich nach innen öffnender Pollensack befindet.

Aus Querschnitten solcher Gynäzeen, in welchen die Fruchtblätter längs des Fruchtknotenstiels voneinander abgelöst sind, kann man ersehen, dass die Fruchtblätter in bezug auf etwaige Samenanlagen vollkommen steril sind. Durch Querschnitte an der dem Frucht-

knoten entsprechenden Stelle ist festzustellen, dass in den Fruchtblättern die ursprünglichen Randteile mit ihren Gefässbündeln vollständig fehlen. Aus diesem Grunde fehlt auch die Mittelsäule (Abb. 3: 3). Dagegen sind die mittleren Teile der Fruchtblätter übriggeblieben und hier finden sich zwei, selten drei fertile Pollensäcke. An Querschnitten durch den Fruchtknotenstiel kann man dagegen einige Reste von den Randteilen (Abb. 3: 3, *WT*) der Fruchtblätter konstatieren, in denen die Gefässbündel sehr schwach entwickelt sind.

Auf Tafel I, Fig. 1: *c* sehen wir, dass das Gynäzeum vollständig in seine Grundteile zerfallen ist, indem hier von dem früheren, einheitlichen Gynäzeum fünf umeinander geschlungene Geschlechtsblätter übriggeblieben sind. Diese Blätter haben eine rankenartige Form, und in ihrer Mitte befindet sich eine zweiseitige, herabhängende Verdickung. Die von dieser Verdickung an aufwärts sich verjüngende Ranke beschreibt eine rechtwinklige Krümmung. Diese Ranke entspricht dem Griffel des Fruchtblattes. Sie schliesst mit einem gekrümmten Teil ab, auf welchem die für die Narben des Gynäzeums charakteristischen Papillen sitzen. Aus Querschnitten eines solchen »Gynäzeums» ist ersichtlich, dass in dem dem Fruchtknotenstiel entsprechenden Teil, der interkalar verlängert ist, kein der Mittelsäule entsprechender Teil zu finden ist. Also sind die äussersten Randteile der ursprünglichen Fruchtblätter vollständig verschwunden. Vom früheren Fruchtblatt ist nur der mittlere Teil mit seinen Gefässbündeln übriggeblieben. Am verbreiterten Grunde der Fruchtblätter kann man jedoch ligulaartige Teile ohne Gefässbündel bemerken, die Überreste der Randteile der Fruchtblätter sind. Aus Querschnitten durch den dem Fruchtknoten der Fruchtblätter entsprechenden Teil ist zu ersehen, dass sich im Fruchtblatt nur ein dem mittleren Teil entsprechendes Zellgewebe mit seinen Gefässbündeln befindet. Hier sind wie in einen normalen Staubblatt vier normal gebaute Pollensäcke mit ihren Pollenkörnern zu erkennen (Abb. 3: 3, *MT*). Vier deutliche Einkerbungen trennen die Pollensäcke, welche sich intrors öffnen. Diese sind, wie die normalen, länglich. Die aus ihren unteren Partien gewonnenen Querschnitte zeigen, dass die Einkerbung die beiden Hälften der Anthere voneinander trennt. Ziemlich in

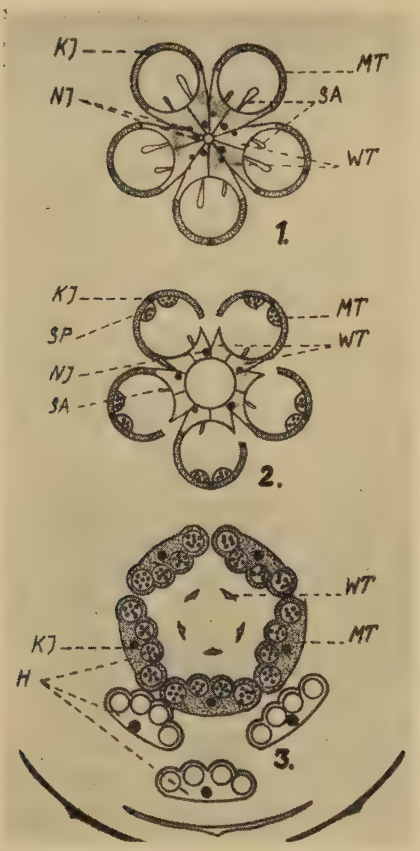

Abb. 3. Schematische Darstellung der inneren Umwandlung des Gynäzeums zum Andrözeum bei *Geranium pratense*. – *WT* weiblicher Teil, *MT* männlicher Teil. (Orig.)

der Längsrichtung des Konnektivs läuft der dem Griffel des Fruchtblattes entsprechende, rankenartige Konnektivfortsatz. Aus Querschnitten dieses Fortsatzes geht hervor, dass sich hier ein Gefässbündel befindet, welches langsam gegen den Endteil hin immer schwächer wird.

Auf Tafel I, Fig. 1: *D*, sehen wir, dass sich das ursprüngliche Gynäzeum vollständig in ein fünfblätteriges Andrözeum verwandelt hat. Bei einzelnen »Staubblättern» kann man noch im Konnektiv einen ganz kleinen Fortsatz (Tafel 1, Fig. 1: *D, l*) konstatieren, einen Überrest des als rankenartiger Fortsatz vorhanden gewesenen Griffels (Tafel. 1, Fig. 1: *C*). Aus Querschnitten durch die Filamente des »Gynäzeums» ist zu ersehen, dass das Filament, was seinen Bau anbetrifft, dem eines normalen Staubblattes gleich ist.

C. ZUSAMMENFASSUNG.

Wenn wir die Umwandlung der Fruchtblätter zu Staubblättern verfolgen, bemerken wir, dass auch bei *Geranium* die Bildung der Samenanlagen und der Pollenkörner an ganz bestimmte Teile des Geschlechtblattes gebunden ist, die in diesem eine bestimmte Lage einneh-

men. Die Pollenkörner bilden sich ausschliesslich im männlichen Teil des Geschlechtsblattes, welcher in einem normalen Fruchtblatt dem mittleren Teil des Blattes entspricht, und die Eizellen bilden sich ausschliesslich in den weiblichen Teilen des Geschlechtsblattes, die in einem normalen Fruchtblatt den äussersten Randteilen des Blattes entsprechen.

Die Umwandlung der Fruchtblätter zu Staubblättern geschieht in der Weise, dass die anfangs fertilen weiblichen Teile steril werden und verkümmern und der anfangs sterile mittlere männliche Teil fertil wird (Abb. 3). In einem normalen Fruchtblatt hat also *Geranium pratense* einen, mit Gefässbündeln versehenen, sterilen männlichen Teil und an dessen beiden Seiten zwei fertile weibliche Teile. Die Narbe des Gynäzeums ist nur aus den männlichen Teilen (*MT*) gebildet, der Griffel aus den sterilen weiblichen (*WT*) und männlichen Teilen (*MT*), der Fruchtknoten aus den fertilen weiblichen Teilen (*WT*), die die Mittelsäule bilden, und aus sterilen männlichen Teilen (*MT*), aus denen beim Reifen der Samen der zur Kapsel gehörende, sich einrollende Teil entstanden ist. Der Fruchtknotenstiel ist aus sterilen weiblichen und männlichen Teilen gebildet. In einem normalen Staubblatt gibt es einen fertilen und mit Gefässbündeln versehenen männlichen Teil und im unteren Teil des Filaments zwei meistens schuppenartige weibliche Teile, die der Gefässbündel entbehren.

Wie vorhin bereits erwänt, nahmen de Candolle (1824), Endlicher (1824) sowie Bentham & Hooker (1862) an, dass die Mittelsäule des Gynäzeums etwas Besonderes wäre, was eigentlich nicht zum Fruchtblatt gehörte. van Tieghem (1868) meint, dass es im Gynäzeum zweierlei Blätter gebe, sterile und fertile, die zusammengewachsen seien. Dieser Gedanke ist, wie wir gesehen haben, richtig, doch nur in dem Sinne, dass sie in Wirklichkeit nur spezielle Teile des eigentlichen Geschlechtsblattes darstellen. Die Mittelsäule des Gynäzeums ist nicht etwas Besonderes, das nicht zum Fruchtblatt gehört, sondern sie ist aus den weiblichen Teilen der Fruchtblätter gebildet, und die zusammenrollenden Klappen der Kapsel gehören zum männlichen Teil des Fruchtblattes. Die Ablösungsgrenze der Klappen von der Mittelsäule verläuft gerade über die Stelle,

an der sich die verschiedenen Teile des Fruchtblattes miteinander vereinigen. Hierauf beruht die Regelmässigkeit der Bruchstelle.

Der innere Bau der Geschlechtsblätter ist also bei *Geranium pratense*, was die weiblichen und männlichen Teile betrifft, genau derselbe wie bei allen bisher von mir näher untersuchten Blütenpflanzen. In bezug auf die Anzahl und Stellung der weiblichen und männlichen Teile in den Geschlechtsblättern gehört die Art zu dem von den Nadelhölzern (Rainio 1927) und Mohnarten (Rainio 1929) repräsentierten Typus, in dessen Geschlechtsblättern ein männlicher Teil zweien weiblichen entspricht. Die Weidenarten (Rainio 1926) gehören zu einem anderen Typus, denn in ihren Geschlechtsblättern entspricht ein männlicher Teil einem weiblichen.

3. KREUZUNGSVERSUCHE.

Im Jahre 1924 wurde ein kleiner Kreuzungsversuch zwischen einem gewöhnlichen blaublütigen *Geranium pratense* und einem wenigstens bei uns als Seltenheit angegebenen weissblütigen *Geranium pratense albiflorum* vorgenommen. Im Jahre 1926, als die aus der Kreuzung entstandene Generation blühte, konstatierte man erstens, dass die Farbe der Kronenblätter blau war. Zweitens war bei einigen Individuen das Gynäzeum insofern abnorm, als die Fruchtblätter intersexuell waren. Gleichzeitig wurden mit Weiden Untersuchungen (Rainio 1926) vorgenommen, aus denen hervorging, dass das Entstehen von intersexuellen Formen aller Wahrscheinlichkeit nach auf die Kreuzung zurückzuführen ist. Obige Umstände gaben den Anlass dazu, die Untersuchungen über die Entstehung intersexueller Formen bei Kreuzungen weiter fortzusetzen.

A. DIE BEI DEN VERSUCHEN BENUTZTEN ELTERNRASSEN.

Hauptform:

Hierunter ist das gewöhnliche *Geranium pratense* L. zu verstehen, dessen grüne, üppige Blätter tief gespaltet und mit grosszahnigen Läppchen versehen sind. Besonders am Blütenstengel befinden

sich reichlich Köpfchenhaare; die Farbe ihrer Endzelle ist dunkelviolett. Die Kronblätter sind blau, gross, ca. 20 mm in radialer Richtung (Abb. 4: B).

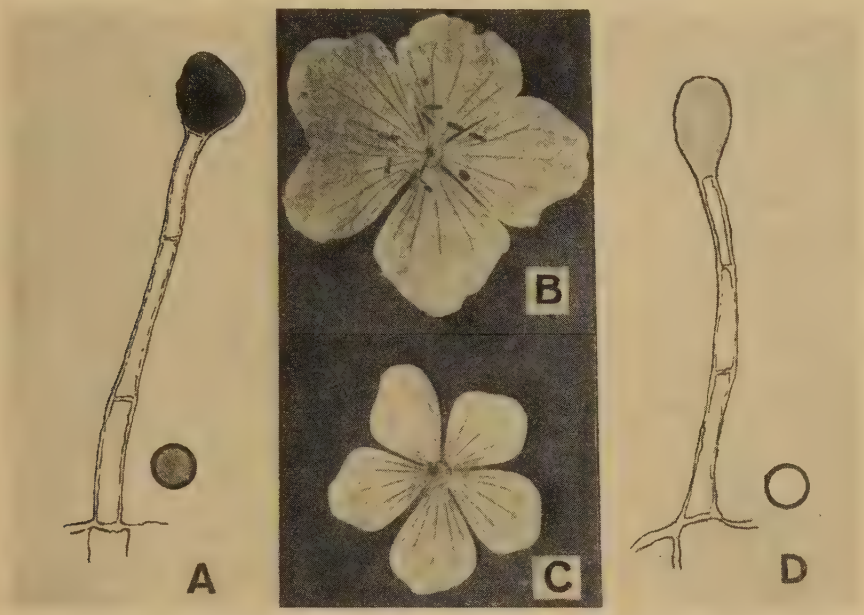

Abb. 4. *Geranium pratense*. Hauptform: *A* Köpfchenhaar, *B* Blüte. *Albiflora*-Form: *C* Blüte, *D* Köpfchenhaar. (Orig.)

Albiflora-Form:

Die Form der grünen Blätter ist die gleiche wie bei der Hauptform, doch ist die Farbe der Blätter heller. Die Endzelle der Köpfchenhaare ist hellgelb. Die Kronblätter sind kleiner als bei der Hauptform, in radialer Richtung ca. 15 mm (Abb. 4: C).

Kouvola-Form:

Diese Form ist äusserlich der *Albiflora*-Form gleich, die Kronblätter sind also weiss. Das Individuum stammte ursprünglich aus Kouvola.

B. DIE BESTÄUBUNG UND DIE BEI DEN KREUZUNGEN ANGEWANDTEN METHODEN.

Bei der Gattung *Geranium* sind die grossblütigen Arten im allgemeinen entomophil und die kleinblütigen Arten anemophil. Sie sind nicht nur Kreuzbefruchter sondern auch Selbstbefruchter.

Um Fremdbefruchtung bei den Versuchen zu verhindern, wurden die für die Kreuzung zu benutzenden Blütenstände mit einer Pergamintüte isoliert. Die Isolierungstüten, die sich am zweckmässigsten erwiesen, waren vom sogenannten T a m m i s t o-Typus (Valle 1931). Um Selbstbefruchtung zu verhindern, wurden aus den in der Isolierungstüte abgesonderten Blütenknospen, gewöhnlich 25, vorsichtig mit der Pinzette sämtliche Staubblätter entfernt. Nach ca. 24 Stunden, als sich die Blütenknospen vollständig geöffnet hatten, wurde die Bestäubung in der Weise vorgenommen, dass man mit einem feinen Pinsel Pollenkörner auf die Narben strich. Die Isolierungstüten blieben nun ca. 7 Tage an ihrem Platz, worauf sie entfernt wurden. Alle befruchteten Blüten wurden durch verschiedenfarbige Fäden gekennzeichnet. Bei der Fruchtreife wurden die Samen einer jeden Blüte gesondert gesammelt und aufbewahrt. Die Aussaat geschah möglichst früh im Spätsommer. Die Samen wurden anfangs in Holzkästen gesät, und die Keimlinge erreichten noch in demselben Jahre eine Länge von ca. 10 cm. Vor Einbruch des Winters wurden die im Treibhaus befindlichen Holzkisten ins Freie gebracht und in die Erde gesenkt, so dass die Oberfläche der Kisten mit dem Erdboden in gleicher Höhe stand. Im Frühjahr wurden die Setzlinge aus den Holzkästen in Blumenbeete verpflanzt, und zwar in angemessenen Abständen voneinander.

C. DIE SELBSTBEFRUCHTUNG DER VERSCHIEDENEN FORMEN.

Nr. 43 A. H a u p t f o r m.

Die Bestäubung geschah am 30. VI. 1928. In demselben Sommer, am 2. VIII., wurden 50 Samen gesät. Im Jahre 1930 blühten alle Individuen. Farbe und Form der grünen Blätter waren bei sämtlichen Individuen die gleichen wie bei den Eltern. Dies galt auch für Farbe und Grösse der Kronblätter. Die Geschlechtsblätter waren vollkommen n o r m a l.

Nr. 44 A. *Albiflora*-Form.

Die Bestäubung geschah am 30. VI. 1928 und die Aussaat am 2. VIII. Im Jahre 1930 blühten sämtliche P_2-Individuen. Sie waren hinsichtlich der Blätter und Blütenteile ihren Stammeltern ähnlich und normal.

Nr. 42. A. Kouvola-Form.

Die Bestäubung geschah am 30. VI. und die Aussaat am 2. VIII. 1928. Im Jahre 1930 blühten sämtliche 50 P_2-Individuen. Sie waren hinsichtlich der Blätter und Blütenteile den P_1-Individuen vollkommen ähnlich und also normal.

D. KREUZUNGSVERSUCHE IN DER P_1-GENERATION.

Nr. 1. *Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂.

Die Kreuzung wurde am 9. VII. 1926 vorgenommen. Die Samen von 5 verschiedenen Blüten wurden am 12. VIII. gesammelt und am 15. VIII. gesät. Bis zum 29. IX. waren 18 Keimlinge aufgekommen. Im Jahre 1928 fingen alle 18 Individuen an zu blühen. Die Farbe der Laubblätter war heller als bei der blauen Elternrasse, doch dunkler als bei der weissen Elternrasse. Diese Verschiedenheit war jedoch unbedeutend, indem sie nur bei einem gleichzeitigen Vergleich der Blätter festgestellt werden konnte. Die Farbe der Kronblätter war blau, die Farbe der Endzelle der Köpfchenhaare hellviolett. Für sämtliche Blüten des Pflanzenbestandes war charakteristisch, dass das Gynäzeum intersexuell war. Alle Staubblätter waren dagegen normal.

Nr. 11 A. *Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂.

Die Kreuzung geschah am 2. VII. 1927. Die Samen wurden am 20. VII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Am 20. V. 1928 hatten sich 22 Keimlinge entwickelt. Im folgenden Jahre blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, der Kronblätter und der Köpfchenhaare war die gleiche wie bei Nr. 1. Die Fruchtblätter waren bei allen Individuen intersexuell und die Staubblätter normal.

Nr. 6. Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂.

Die Kreuzung geschah am 9. VII. 1926. Die Samen aus 5 Blüten wurden am 12. VIII. gesammelt und am 15. VIII. gesät. Bis zum 29. IX. waren 20 Individuen emporgeschossen. Im Jahre 1928 blühten alle 20 Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei der Kreuzung Nr. 1. Bei allen Individuen waren die Geschlechtsblätter vollkommen normal. Bei zwei Individuen konstatierte man in den Stengelteilen Fasziation (Abb. 5).

Nr. 16 A. Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂.

Die Kreuzung geschah am 2. VII. 1927. Die Samen wurden am 20. VII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Am 20. V. 1928 waren 22 Keimlinge entwickelt. Im folgenden Jahre blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei Nr. 1. Bei allen Individuen waren die Geschlechtsorgane vollkommen normal.

Abb. 5. Stengelfasziation bei der *Geranium*-Kreuzung Nr. 6. (Orig.).

Nr. 1 A. Kouvola-Form ♀ × Hauptform ♂.

Die Kreuzung geschah am 2. VII. 1927. Die Samen wurden am 20. VII. von 5 Blüten gesammelt und am 2. VIII. gesät. Bis zum 20. V. 1928 hatten sich 18 Keimlinge entwickelt. Im Jahre 1929 blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei Nr. 1.. Die Geschlechtsorgane sämtlicher Blüten waren ganz normal.

Nr. 6 A. Hauptform ♀ × Kouvola-Form ♂.

Die Kreuzung geschah am 2. VII. 1927. Die Samen von 5 Blüten wurden am 20. VII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Bis zum 20. V. 1928 hatten sich 24 Keimlinge entwickelt. Im Jahre 1929 blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei Nr. 1. Die Geschlechtsorgane sämtlicher Blüten waren vollkommen normal. Bei einem Individuum war in den Stengelteilen Fasziation eingetreten.

Nr. 40 A. Kouvola-Form ♀ × *Albiflora*-Form ♂.

Die Kreuzung geschah am 30. VI. 1928. Die Samen von 10 Blüten wurden am 25. VII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Aus ihnen entwickelten sich 46 Keimlinge. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei den Elternrassen. Die Geschlechtsblätter sämtlicher Blüten waren vollkommen normal. Bei vier Individuen wurde in den Stengelteilen Fasziation beobachtet.

Nr. 41 A. *Albiflora*-Form ♀ × Kouvola-Form ♂.

Die Kreuzung geschah am 30. VI. 1928. Die Samen von 10 Blüten wurden am 25. VII. gesammelt und am 2. VIII. gesät; aus ihnen entwickelten sich 49 Pflanzen. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare war die gleiche wie bei den Elternrassen. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter völlig normal.

E. KREUZUNGSVERSUCHE IN DER F_1-GENERATION.

Nr. 36 A. Selbstbefruchtung von Nr. 1 (*Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂).

Die Bestäubung wurde am 30. VI. 1928 vorgenommen. Sie geschah durch Isolierung von ca. 200 Blüten. Die durch Selbsbefruchtung erhaltenen Samen wurden am 25. VII. gesammelt. Wie auf Seite 7 u. 8 erwähnt, entstehen in den intersexuellen Geschlechtsblättern Samenanlagen, obwohl wenig. Die hier vorgenommenen Bestäubungsversuche zeigen, dass die Samenanlagen bei intersexuellen Individuen einigermassen befruchtungsfähig und imstande waren, Samen zu entwickeln (Abb. 6). Gleichzeitig liess sich feststellen, dass die in ihrem Bau normalen Staubblätter der intersexuellen Individuen befruchtungsfähige Pollenkörner entwickelten. Insgesamt lieferte der Bestäubungsversuch 62 Samen, die am 2. VIII. gesät wurden und aus denen sich bis zum 3. IX. 32 Individuen entwickelten. Bei der Intersexualität von *Geranium pratense* sind also Fertilität der Samenanlagen, Befruchtungrfähigkeit der

Pollenkörner und Keimfähigkeit der Samen einigermassen die gleichen wie bei intersexuellen Weiden (Rainio 1926). Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Hierbei wurden im Pflanzenbestand folgende Kombinationen konstatiert:

8 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Die Fruchtblätter waren bei allen Blüten intersexuell und die Staubblätter vollkommen normal.

Abb. 6. Früchte von *Geranium pratense*. Rechts normale Kapsel, links Kapseln von intersexuellen Blüten. (Orig.)

13 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Die Fruchtblätter waren bei allen Blüten intersexuell und die Staubblätter normal.

4 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Sämtliche Geschlechtsblätter waren vollkommen normal. Bei einen Individuum zeigte sich Fasziation.

6 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Individuen intersexuell und die Staubblätter vollkommen normal.

1 Individuum, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Sämtliche Geschlechtsblätter waren völlig normal.

Nr. 35 A. Selbstbefruchtung von Nr. 6 (Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂).

Die Bestäubung wurde am 30. VI. 1928 vorgenommen. Die Samen von 12 Blüten wurden am 25. VII. gesammelt und die erhaltenen 54 Samen am 2. VIII. gesät. Im Laufe des 3. IX. bildeten sich 50 Keimlinge. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Hierbei wurden folgende Kombinationen konstatiert:

11 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Sämtliche Geschlechtsblätter waren vollkommen normal.

26 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechtsblätter waren vollkommen normal.

13 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Sämtliche Geschlechtsblätter waren ganz normal.

F. RÜCKKREUZUNGEN IN DER F_1-GENERATION.

Nr. 25 A. Nr. 6 F_1 (Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂) ♀ × Hauptform P_1 (Nr. 43 A) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 95 Samen am 2. VIII. gesät. Bis zum 20. V. 1929 hatten sich 91 Keimlinge entwickelt. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Hierbei wurden folgende Kombinationen konstatiert:

47 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Sämtliche Geschlechtsblätter waren völlig normal.

44 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechtsblätter waren ganz normal. Bei drei Individuen zeigte sich Fasziation.

Nr. 26 A. Hauptform P_1 (Nr. 43 A) ♀ × Nr. 6 F_1 (Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen von 20 Blüten wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 95 Samen am 2. VIII gesät. Am 20. V. 1929 waren 90 Keimlinge aufgekommen. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Es liessen sich im Pflanzenbestand folgende Kombinationen feststellen:

45 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Sämtliche Geschlechtsorgane waren ganz normal.

45 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechts-

blätter waren ganz normal. Bei einem Individuum trat Fasziation hervor.

Nr. 27 A. Nr. 6 F_1 (Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂) ♀ × *Albiflora*-Form P_1 (Nr. 44 A) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen von 20 Blüten wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 99 Samen am 2. VIII. gesät. Bis zum 20. V. 1929 hatten sich insgesamt 92 Individuen entwickelt. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Hierbei traten im Pflanzenbestand folgende Kombinationen auf:

45 Individuen, bei denen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Alle Geschlechtsorgane waren ganz normal.

47 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechtsorgane waren ganz normal.

Nr. 28 A. *Albiflora*-Form P_1 (Nr. 44 A) ♀ × Nr. 6 F_1 (Hauptform ♀ × *Albiflora*-Form ♂) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen von 20 Blüten wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 94 Samen am 2. VIII. gesät. Bis zum 20. V. 1929 waren 91 Keimlinge aufgekommen. Im Jahre 1930 blühten alle Individuen. Dabei wurden im Pflanzenbestand folgende Kombinationen beobachtet:

25 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Die Fruchtblätter waren bei allen Blüten intersexuell und die Staubblätter ganz normal.

22 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechtsblätter waren völlig normal.

21 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter normal.

23 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 6. Sämtliche Geschlechtsorgane waren ganz normal. Bei zwei Individuen war Fasziation zu bemerken.

Nr. 29 A. Hauptform P_1 (Nr. 43 A) ♀ × Nr. 1 F_1 (*Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen von 20 Blüten wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 95 Samen am 2. VIII. gesät. Aus diesen entwickelten sich im ganzen 95 Keimlinge. Im Jahre 1930 blühten

sämtliche Individuen. Dabei wurden im Pflanzenbestand folgende Kombinationen fesgestellt:

49 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Sämtliche Geschlechtsorgane waren ganz normal.

46 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Sämtliche Geschlechtsorgane waren völlig normal.

Nr. 30 A. *Albiflora*-Form P_1 (Nr. 44 A) ♀ × Nr. 1 F_1 (*Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen wurden am 1. VIII. gesammelt und die erhaltenen 96 Samen am 2. VIII. gesät. Am 20. V. 1929 hatten sich 92 Keimlinge entwickelt. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Dabei wurden im Pflanzenbestand folgende Kombinationen konstatiert:

21 Individuen, bei welchen die Farbe die gleiche war wie bei Nr. 1. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter völlig normal.

23 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Sämtliche Geschlechtsblätter waren ganz normal.

24 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Sämtliche Geschlechtsorgane waren durchaus normal.

24 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare dieselbe war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter ganz normal.

Nr. 31 A. Nr. 1 F_1 (*Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂) ♀ × Hauptform P_1 (Nr. 43 A) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen von 20 Blüten wurden am 1. VIII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Am 20. V. 1929 hatten sich aus den 36 Samen 20 Individuen entwickelt. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Pflanzen. Dabei wurden im Pflanzenbestand folgende Kombinationen beobachtet:

9 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der Hauptform Nr. 43 A. Die Fruchtblätter waren bei allen Blüten intersexuell und die Staubblätter völlig normal.

11 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Die Fruchtblätter waren in sämtlichen Blüten intersexuell und die

Staubblätter vollkommen normal. In den Stengelteilen eines Individuums wurde Fasziation festgestellt.

Nr 32 A. Nr. 1 F_1 (*Albiflora*-Form ♀ × Hauptform ♂) ♀ × *Albiflora*-Form P_1 (Nr. 44 A) ♂.

Die Kreuzung geschah am 7. VII. 1928. Die Samen wurden am 1. VIII. gesammelt und am 2. VIII. gesät. Am 20. V. 1929 hatten sich 24 von 40 Keimlingen entwickelt. Im Jahre 1930 blühten sämtliche Individuen. Hierbei fanden sich im Pflanzenbestand folgende Kombinationen:

7 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Sämtliche Geschlechtsblätter waren völlig normal.

7 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei Nr. 1. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter vollkommen normal.

6 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronenblätter und Köpfchenhaare die gleiche war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Sämtliche Geschlechtsblätter waren vollkommen normal.

4 Individuen, bei welchen die Farbe der Laubblätter, Kronenblätter und Köpfchenhaare dieselbe war wie bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A. Die Fruchtblätter waren bei sämtlichen Blüten intersexuell und die Staubblätter ganz normal.

Die oben beschriebenen Kreuzungsversuche mit *Geranium pratense* sind zur Erleichterung der Übersicht auf Abb. 7 in Form eines Stammbaumes dargestellt. Die blaublütige Hauptform Nr. 43 A mit dunkelvioletter Endzelle der Köpfchenhaare ist durch Tüpfelung des ganzen Kreises gekennzeichnet. Bei der *Albiflora*-Form Nr. 44 A ist die Mitte des Kreises farblos gelassen, und bei der Kouvola-Form Nr. 42 A ist der Kreisring dick. Die Heterozygotie der Blütenblätter und der Köpfchenhaare ist durch Tüpfelung der einen Kreishälfte kenntlich gemacht. Die Intersexualität ist durch konzentrische Kreise mit schwarzer Mitte zum Ausdruck gebracht. Zu beiden Seiten der P_1- und F_1-Kreuzungen sind die Rückkreuzungen wiedergegeben. Die Ziffern in der Abbildung bedeuten die Anzahl der Individuen.

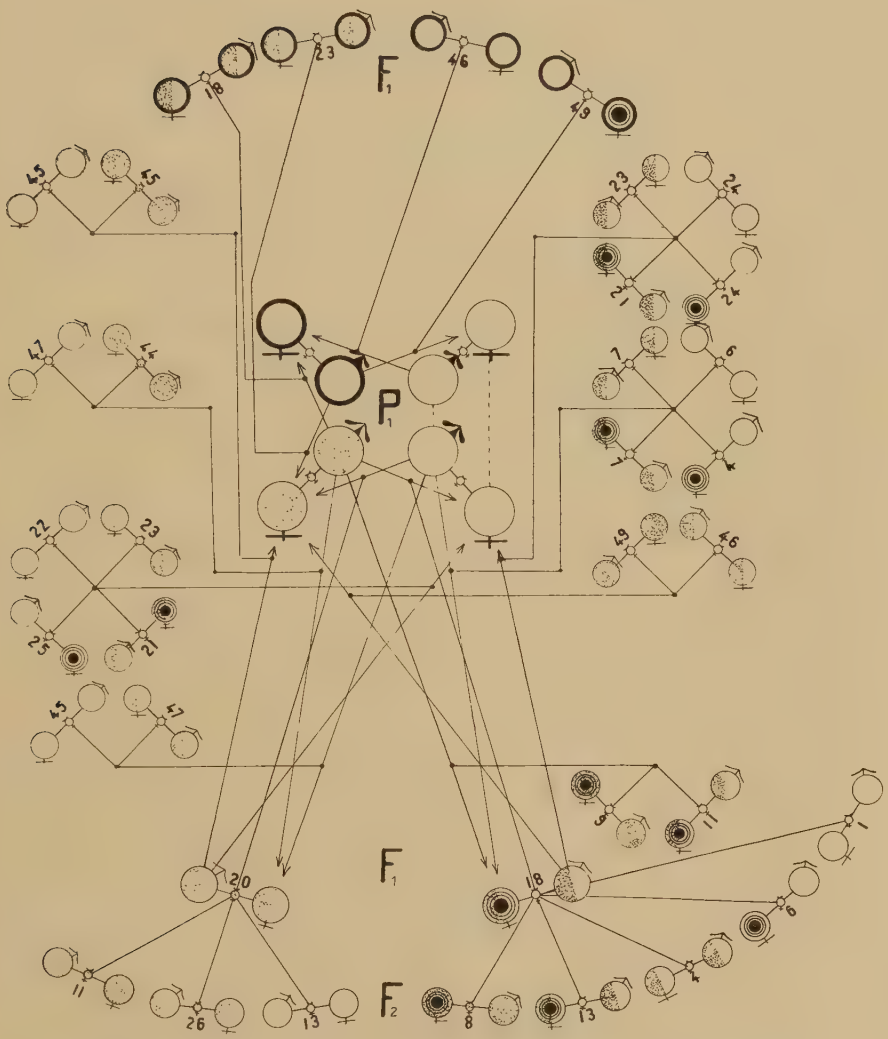

Abb. 7. Stammbaum der *Geranium pratense*-Kreuzungen. (Orig.)

LITERATURVERZEICHNIS.

Bentham, G. & Hooker, J. D. 1862, Genera Plantarum, Vol. I. London.

De Candolle, A. P. & A., 1824, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, Vol. I. Paris.

Endlicher, St., 1824, Genera plantarum.

Hofmeister. W., 1864, Ueber den Bau des Pistills der Geraniaceen. Flora, Bd. 47, p. 400—410.

Rainio, A. J., 1926, Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. Ann. Soc. Zoolog.-Bot. Fenn. Vanamo, Tom. 5, p. 165—275.

—»— 1927, Über die Intersexualität bei den Coniferen. Ibid., Tom. 5, p. 319—328.

—»— 1929, Über die Intersexualität bei der Gattung *Papaver*. Ibid., Tom. 9, p. 258—285.

van Tieghem, F., 1868, Recherches sur la structure du pistill. Ann. Sc. Nat., Bot., Vol. 9, p. 127—226.

Valle, Otto, 1931, Untersuchungen über die Selbststerilität und Selbstfertilität des Timothes *(Phleum pratense* L.) und über die Einwirkung der Selbstbefruchtung auf die Nachkommenschaft. (Diss.) Acta agralia fenn., Tom. 24.

SUOMENKIELINEN SELOSTUS.

INTERSEKSUALITEETTI GERANIUM PRATENSELLA JA SEN SYNTYMINEN RISTEYTYKSISSÄ.

Aikaisemmista tutkimuksista pajuilla (Rainio 1926), havupuilla (Rainio 1927) ja unikoilla (Rainio 1929) on käynyt selville, että sukupuolilehdissä on aivan erikoisia, aikaisemmin tuntemattomia rakenneosia, joiden erilaisesta kehityksestä toisiinsa verrattuina emilehtien ja hedelehtien normaalinen rakenne perustuu. Tutkimukset osoittavat, että munasolujen muodostuminen on yksinomaan sidottu sukupuolilehtien naarasosiin ja siitepölyhiukkasten koirasosaan. Sukupuolilehdissä olevien naaras- ja koirasosien fertiilisyydestä tai steriilisyydestä johtuu, muodostuuko lopulta normaalisia emi- tai hedelehtiä vaiko interseksuaalisia muotoja eli sellaisia sukupuolilehtiä, joissa molemmat osat ovat enemmän tai vähemmän fertiilisiä.

Vuonna 1926 totesi tekijä eräissä risteytyksissä *Geranium pratense*llä interseksuaalisia muotoja, mikä antoi aihetta ryhtyä tarkemmin selvittelemään sukupuolielinten rakennetta *Geranium*illa ja interseksuaalisten muotojen syntymistä.

Ensiksi kuvailee tekijä normaalisten sukupuolielinten rakennetta ja siirtyy sen jälkeen selvittelemään gyno-interseksualiteettiä, jolla määritelmän mukaan (Rainio 1926) ymmärretään sitä, että emilehdellä on enemmän tai vähemmän hedelehtiä muistuttavia ominaisuuksia. Gyno-interseksuaaliset sukupuolilehdet muodostavat siis sarjan emilehdestä hedelehteen. *Geranium pratense*-risteytyksissä tavatuissa interseksuaalisissa yksilöissä oli ominaista, että e m i l e h d e t, siis kukan sisin lehtikiehkura, olivat enemmän tai vähemmän hedelehdistyneet. Tässä oli siis kysymyksessä aivan päinvastainen ilmiö kuin unikkolajeilla, joissa hedelehdet olivat enemmän tai vähemmän emilehdistyneet (Rainio 1929).

Taulussa I, kuv. 1, on esitettynä eri väliasteita emiöstä hetiöön. Muuttumissarjan ensimmäisessä väliasteessa (*B*) nähdään, että emiö (*A*) ensiksi alkaa jakaantua viiteen erilliseen emilehteen. Emilehtien irtaantuminen toisistaan tapahtuu kuten pajullakin kiertymällä (Rainio 1926). Tällaisesta emiöstä, joka on kiertymisilmiön alkuvaiheessa, tehdyistä poikkileikkaussarjoista todetaan, että emiperän kohdalla kaikki emilehdet ovat vielä yhteenkasvaneina, mutta emiperässä on viisi uurretta, jotka viittaavat hajaantumiseen. Uurteiden

rajoittamassa viidessä emiperän poikkileikkaussektorissa on kolme johtojännettä, joista yksi on lähellä ulkoreunaa ja sisemmät aivan vierekkäin. Johtojänteiden asema on siis sama kuin normaalisessa emiperässä (kuva 1: 1). Sikiäimen kohdalla tehdyistä poikkileikkauksista huomataan, että emilehdet ovat osittain liitekohdistaan irtaantuneet. Yleensä on lehdissä normaalirakenteisia siemenaiheita. Kussakin irtaantuvassa emilehdessä on kolme johtojännettä, joista kaksi sijaitsee emilehtien reunoissa ja yksi emilehden keskellä. Emiön vartalon kohdalla tehdyistä poikkileikkauksista selviää, että siinä ovat miltei kaikki emilehdet liitekohdistaan irtaantuneet toisistaan. Kukin emilehti on muodoltaan liereä ja on siinä kolme johtojännettä, jotka muodostavat jatkon sikiäimen kohdalla olevista johtojänteistä. Vartalon yläosista tehdyistä leikkauksista todetaan, että kussakin emilehdessä on vain yksi johtojänne, joka vastaa emilehden keskiosan johtojännettä (kuva 1: 3). Johtojänne päättyy emilehden keskiosan muodostamaan luottiin, jossa on papilleja. Poikkileikkauskuvat sellaisista emiöistä, joissa emilehtien irtaantuminen on ehtinyt pitemmälle, osoittavat, että erillisissä emilehdissä ei ole laisinkaan siemenaiheita, ja samalla emilehtien sivuilla olevat johtojänteet ovat hyvin heikot tai puuttuvat kokonaan. Siinä tapauksessa, että tällaisissa emilehdissä on siemenaiheita, ovat ne paljaat (taulu I, kuv. 1: *B sa*). Emilehtien keskellä oleva johtojänne on ainakin yhtä voimakas kuin normaalisissa tapauksissa. Toisinaan, emilehtien ollessa kiertymisasteessa ja toisiinsa kiinnittyneinä, voi emilehdissä tapahtua muutoksia, jotka selvästi viittaavat hedelehtiominaisuuksiin. Emilehdessä ei silloin ole laisinkaan siemenaiheita tai ovat ne rakenteeltaan epänormaaliset ja samalla enemmän tai vähemmän surkastuneet (kuva 3: 2, *SA*). Vartalon kohdalta tehdyistä poikkileikkauksista selviää, että emilehden sivuosat johtojänteineen kokonaan puuttuvat. Sikiäimen kohdalta tehdyistä poikkileikkauksista huomataan, että keskinen johtojänteellinen osa emilehdestä on toiselta reunaltaan irtaantunut keskipatsaan muodostavasta emilehden laitaosasta (kuva 3: 2). Emilehden laitaosissa olevissa solukoissa ovat johtojänteet (kuva 3: 2, *NJ*) hyvin heikosti kehittyneet tai puuttuvat. Emilehden keskinen osa johtojänteineen on voimakas ja on siinä molemmin puolin johtojännettä muodostunut introrssisesti aukeneva siitepölypesäke siitepölyhiukkasineen (kuva 3: 2, *SP*). Siitepölypesäkkeissä on ponnen lokeroille ominaisia, mutta epätäydellisesti kehittyneitä liistakesoluja. Taulussa I, kuv. 2, on kuvattuna emiön osa, jossa on siitepölypesäke, joka aukenee sisäänpäin.

Sellaisten emien poikkileikkauksista, joissa emilehdet ovat emiperää myöten toisistaan irtaantuneet, voidaan huomata, että emilehdissä ei laisinkaan ole siemenaiheita. Sikiäintä vastaavassa kohdassa olevista leikkauksista todetaan, että emilehdissä lehden laitaosat johtojänteineen kokonaan puuttuvat. Tästä syystä siinä ei ole myöskään keskipatsasta (kuva 3: 3) kuten normaalisissa tapauksissa (kuva 1: 4). Emilehtien keskiosat sitä vastoin ovat jäljellä, ja on siinä kaksi, harvoin kolme fertiilistä ponnen lokeroa. Emiön emiperän kohdalla olevista poikkileik-

kauksista voidaan sitä vastoin todeta eräitä osia emilehtien laitaosista (kuva 3: 3, *WT*), joissa on hyvin heikosti kehittyneitä johtojänteitä.

Taulussa I, kuv. 1, *C*, nähdään, että emiö on kokonaisuudessaan hajaantunut alkutekijöihinsä ollen siinä entisestä yhtenäisestä emiöstä jäljellä viisi toisiinsa kiertynyttä sukupuolilehteä. Muodoltaan ovat lehdet lonkeromaisia ja niiten keskiosassa on kaksipuolinen, riippuvassa asennossa oleva paksunnos. Tästä paksunnoksesta ylöspäin kapeneva lonkero kaartuu suorakulmaisesti. Tämä lonkero vastaa emilehden vartaloa. Lonkero päättyy koukistuneeseen osaan, jossa on emin luoteille ominaisia papilleja. Poikkileikkauksista tällaisesta »emiöstä» todetaan, että emiperää vastaavassa osassa, joka on interkalääärisesti pidentynyt, ei ole laisinkaan keskipatsasta vastaavaa osaa. Emilehtien laitimmaiset osat ovat kokonaan surkastuneet. Entisestä emilehdestä on jäljellä vain keskinen osa johtojänteineen. Emilehtien leveätyvisessä osassa voidaan kuitenkin havaita johtojänteettömiä ja kielekemäisiä osia emilehtien laitaosista. Poikkileikkauksista emilehtien sikiäintä vastaavissa osissa huomataan, että emilehdissä on vain sen keskiosaa vastaavaa solukkoa johtojänteineen. Siinä on kuten normaalisessa hedelehden ponnessa neljä normaalirakenteista ponnen lokeroa siitepölyhiukkasineen (kuva 3: 3, *MT*). Ponnen lokeroita eroittaa toisistaan introrssisesti neljä selvää uurretta. Nämä ponnen lokerot ovat kuten normaalisesti pitkänomaiset. Lokeroiden alaosista tehdyt poikkileikkaukset osoittavat, että ponnen puoliskoja eroittaa toisistaan päätteinen uurre. Jotensakin lokerositeen pituussuuntaa kohden jatkuu emilehden vartaloa vastaava lonkeromainen lokerositeen jatke. Tästä jatkeesta tehdyistä poikkileikkauksista selviää, että siinä on johtojänne, joka heikkenemistään heikkenee pääteosaa kohden.

Taulussa I, kuv. 1, *D*, nähdään, että alkuperäinen »emiö» on kokonaisuudessaan muuttunut viisilehtiseksi hetiöksi. Yksityisissä hedelehdissä voidaan vielä todeta lokerositeessä aivan pieni lisäke (taulu I, kuv. 1: *D*, *l*), joka on jäte sen jatkona olleesta lonkerosta (taulu I, kuv. 1: *C*). Poikkileikkauksista hetiön palhojen kohdalta huomataan, että palho on rakenteeltaan aivan samanlainen kuin normaalisessa hedelehdessä. Sama koskee myöskin ponsia.

Voidaan siis todeta, että munasolujen ja siitepölyhiukkasten muodostuminen on sidottu aivan määrättyihin emilehden osiin, joilla on määrätty asema sukupuolilehdessä. Siitepölyhiukkaset muodostuvat yksinomaan sukupuolilehden koirasosassa, joka vastaa normaalisessa emilehdessä emilehden keskiosaa ja munasolut muodostuvat yksinomaan sukupuolilehden naarasosissa, jotka vastaavat normaalisessa emilehdessä lehden laitimmaisia osia. Emilehtien muuttuminen hedelehdiksi tapahtuu siten, että alkuaan fertiiliset naarasosat käyvät steriiliksi ja surkastuvat sekä alkuaan steriilinen koirasosa muuttuu fertiiliseksi (kuva 3). Normaalisessa emilehdessä on siis *Geranium pratense*lla yksi, johtojänteellinen ja steriilinen koirasosa sekä sen molemmin puolin kaksi fertiilistä naarasosaa.

Emiön luotti on muodostunut vain koirasosista (MT), vartalo steriilisistä naaras- ja koiraosista (MT ja WT), sikiäin fertiilisistä naarasosista, jotka muodostavat keskipatsaan ja steriilisistä koirasosista, joista osittain siementen kypsyessä irtaantuva lohkohedelmys (kuva 2) on syntynyt. Sikiäimen perä on muodostunut steriilisistä naaras- ja koirasosista. Normaalisessa hedelehdessä on yksi fertiilinen ja johtojänteellinen koirasosa sekä palhon alaosassa kaksi johtojänteetöntä useimmiten suomumaista naarasosaa.

Sukupuolilehtien sisäinen rakenne on siis *Geranium pratense*lla aivan samanlainen kuin kaikilla muilla kukkakasveilla, jotka tähän saakka olen tutkinut. Naaras- ja koiraosien lukumäärään ja asemaan nähden sukupuolilehdissä kuuluu *Geranium* havupuita ja unikkolajeja edustavaan tyyppiin, jonka sukupuolilehdissä yhtä koirasosaa vastaa kaksi naarasosaa. Pajulajit kuuluvat toiseen tyyppiin, sillä niissä yhtä koirasosaa vastaa yksi naarasosa.

Lopuksi tekijä selostaa risteytyskokeita *Geranium pratense*n, *G. pratense albiflora*n ja *G. pratense albiflora Kouvola*-muodon välillä. Risteytyksiä on suoritettu P_1- ja F_1-sukupolvissa sekä niistä on tehty takaisinristeytyksiä. Sivuilla 14–22 selostetut risteytyskokeet ovat yleiskatsauksen helpottamiseksi esitetyt sukupuun muodossa kuvassa 7. Sinikukkainen ja samalla nystykarvojen päätesolun väriin nähden tummanpunaisensininen *Geranium pratense*, päämuoto (n:o 43 A), on merkitty koko ympyrää pilkuttamalla. *Albiflora*-muodolla on jätetty ympyrän keskusta värittömäksi ja Kouvola-muodolla on ympyrän rengas paksu. Molemmilla viimeksimainituilla muodoilla on terälehtien väri valkoinen ja nystykarvojen päätesolun väri vaaleankeltainen. Interseksuaalisuutta osoittaa ympyrän rengastus ja musta keskusta. Molemmin puolin P- ja F_1-risteytyksiä ovat takaisinristeytykset. Sukupuussa olevat numerot merkitsevät yksilöiden lukumäärää.

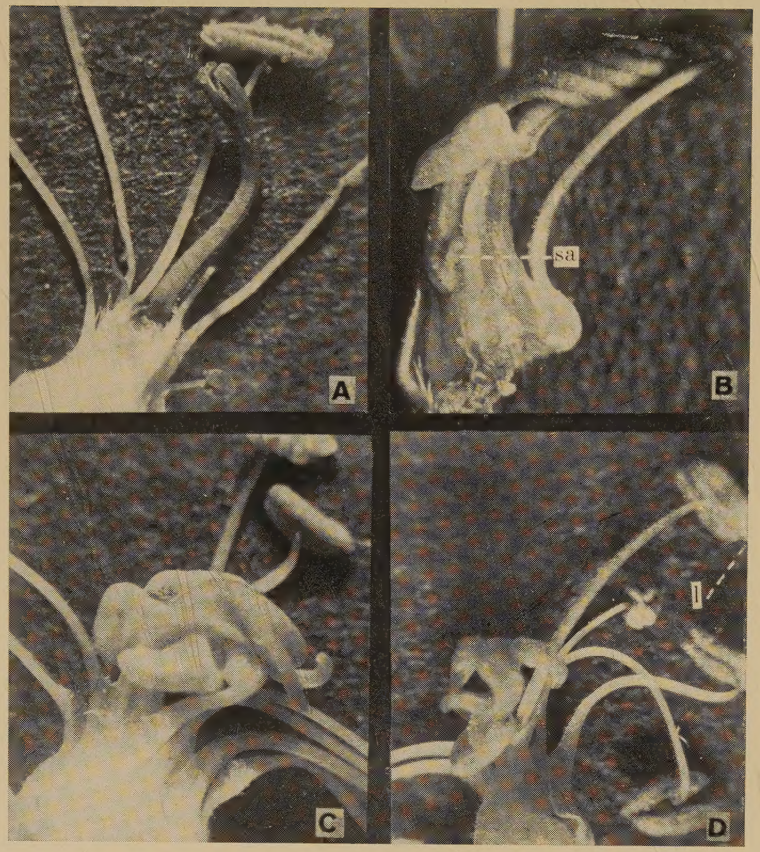

Fig. 1. *Geranium pratense.* Zwischenformen der Geschlechtsblätter bei der Umwandlung. *sa* nackte Samenanlage; *l* Überrest des Griffels (Orig.)

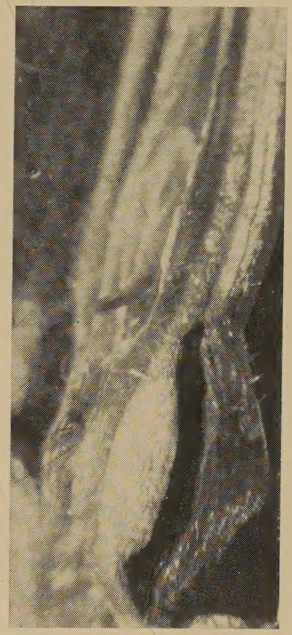

Fig. 2. Fruchtknoten mit zwei fertilen Pollensäcken. 60/1 (Orig.)